

最近の甲殻類の回避学習の研究について

川合 伸幸・今田 寛

1. 序

系統発生的に異なる段階で派生した動物を比較することで、それぞれの種に特有の学習様式や、それらを超えた一般原理を解明しようとする比較心理学の立場から、今世紀のはじめに Yerkes はミドリガニをはじめ、多くの無脊椎動物の行動について研究を行ったが (e.g., Yerkes, 1912), 近年になって再び無脊椎動物の行動や学習に関心が集まってきている。たとえば 90 年代に入ってから、“無脊椎動物の学習：実験室マニュアルと資料集” (1990) と “無脊椎動物学習入門” (1994) と題された 2 冊の本がアメリカ心理学会 (APA) から相次いで出版された。このような実験方法や手続きをまとめた入門書が出版されたということは、比較心理学的な関心が再び高まってきたというより、むしろ比較心理学以外の神経科学や人工知能の研究者が無脊椎動物の行動や学習に注目するようになってきたことを反映しているように思われる。それは、これまで高度に複雑化した神経系を持つ動物だけが獲得・遂行できると考えられていた様々な学習現象が、単純な神経節しか持たない昆虫 (Bitterman, 1988, 1996, 石田, 1993) やその他の無脊椎動物 (Kandel, 1970, 1979) によっても獲得・維持されることが次第に明らかになってきたからである。最近の神経生理学者たちはこのような単純な神経節を持つ動物を用いて、細胞や化学物質のレベルでの学習や記憶のメカニズムを解明しようとしている (Carew & Sahley, 1986; Farley & Alkon, 1985)。

しかし、そこで対象とされている被験体はアメフラシやタコ・ミツバチとい

った非常に限定された種の動物ばかりで、一般的な心理学の研究室ではそれらの動物の学習や記憶について行動的な研究を行おうとしても、それらの研究どころか入手・飼育するのさえ困難である。また、実験装置や方法もそれらの種にしか使用できない汎用性のないが多い。種を超えた一般法則を見つけるためには、様々な種の動物と比較することでそれらの動物の特異性を明らかにした上で、それらを超えた一般原則を築くべきであるが、そのような汎用性のなさが種間の比較研究を困難にしていた。

そこで筆者達は、独自の実験設定で行われている無脊椎動物の研究を、脊椎動物をはじめとした他種との比較研究が行えるような事態で、学習や記憶、認知の比較心理学的な行動研究を行えるような実験設定の確立をここ数年来試みてきた。本稿では筆者達の研究室で行ってきたザリガニの回避学習を中心に、現在までに行われてきた甲殻類⁽¹⁾の回避学習の研究について紹介する。ザリガニを使用することの利点として、非常に安価で入手や飼育が簡単であり、また昆虫類に比べて季節の変化の影響を受けにくい等があげられる。また神経細胞が大きく、生理学的な研究も進んでいるため、学習や記憶、運動などの生理学的な対応をつけやすいという利点もある。

2. 学習様式の一般性に対する疑問

動物を用いた学習研究は、“学習の原理はすべての種において本質的に同じである”という Thorndike (1911) 以来の作業仮説に立脚して行われてきたといえる。しかし Bitterman (1960) が、“今まで主としてラットを被験体とした実験を行い、学習の原理はすべての種において同じであるという仮説をたててきた。しかし、学習の原理がすべての種において同じであるかどうかということ自体、多くの種に多くの課題を課して、それを比較した結果、はじめて検討されるべきである。”と述べて以来、彼とその共同研究者は様々な種の動物に

(1) 分類学上では、哺乳類と甲殻類は、脊椎動物門哺乳綱と節足動物門大顎亜門甲殻綱になるが、一般的な呼称に合わせて哺乳類と甲殻類とした。

連続逆転学習、確率学習、部分強化などの比較的複雑な学習課題を課し、系統発生的に異なった段階で派生した動物の学習現象の研究を行ってきた (Bitterman, 1965; 1975; 1988; 1996)。その結果、それらの学習の様式は主としてラット型とサカナ型と呼称される2つの行動パターンに分類されることが明らかにされ、学習の原理はすべての種において等しいわけではないことが示唆された (Bitterman, 1960)。たとえば、左右の位置弁別学習の事態において、ラットに第1課題の正選択が右である弁別をある基準に到達するまで学習させた後に、次の第2課題では正選択の位置を第1課題とは逆の左というように、正選択の位置を課題を習得するごとに連続して何度も逆転させると、各課題の基準に到達するまでの学習速度は逆転を重ねるにつれて速くなり、ついには1回の誤反応の後に逆転学習が成立するようになる (Stretch, McGonigle, & Rodger, 1963)。しかし、キンギョではこの漸次的改善はみられない (Bitterman, 1965)。このような違いは比較的単純な学習課題でもみられ、たとえば連続強化で訓練されたラットのほうが、部分強化で訓練されたラットよりも消去が速い (石田, 1989) が、この部分強化効果はサカナではみられないことが多い (Longo & Bitterman, 1960; Gonzalez, Behrend, & Bitterman, 1965)。また無条件刺激 (Unconditioned Stimulus; US) を伴わずに条件刺激 (Conditioned Stimulus; CS) だけを予め何度か提示しておいた後に、そのCSとUSの条件づけを行えば、この先行提示を受けたラットの条件づけの獲得は先行提示を受けなかったラットに比べて遅れるが (Lubow & Moore, 1959)、キンギョではこの潜在制止の現象はみられない (Shishimi, 1985)。

3. 回避学習における系統差

このような学習現象の系統差は、当初は食餌性の強化子を用いた選択課題の事態で多く発見されたが、次第に嫌悪条件づけの事態においても学習現象に系統差がみられることが明らかになってきた。たとえば Woodard & Bitterman (1973) は、キンギョのシャトル回避学習の事態において、CS提示中のシャ

トル反応が US を回避・逃避し得るか否か、CS が終結するか否かに従って次の4つの実験群で比較した⁽²⁾。すなわち、5秒間の CS-US 期間に被験体が反応すれば、1) CS が停止され US を回避できる (回避随伴性)、2) CS は5秒間提示されるが US を回避できる、3) CS は停止されるが US は CS 提示開始5秒後に提示される、4) CS は5秒間提示され、その終結と共に US が提示される (パブロフ型随伴性)、という4群で比較したところ、回避随伴性およびCS停止随伴性の有無に関わらず、キンギョのシャトル反応は増加した。この結果は、回避随伴性とCS停止随伴性の両方が回避学習には不可欠であるとするラットの実験結果 (Kamin, 1956) と大きく異なるものであった。このような結果を得て、Woodard & Bitterman (1973) は、キンギョの回避学習にはパブロフ型条件づけの随伴性 (刺激-電撃随伴性) だけで十分であり、オペラント型随伴性 (反応-無電撃随伴性) は必要ないと主張した。それ以来、系統発生的に魚類以前に現れた動物の回避学習に必要な随伴性も調べられるようになった。

4. 甲殻類の回避学習

(1) Abramson et al. (1988) の実験

Abramson, Armstrong, Feinman, and Feinman (1988) は、ミドリガニ (*Carcinus*) を被験体として、カニの眼から4mm後方の甲羅に取り付けたモーターの振動をCS (5秒)、眼への空気の吹き付け (0.25 psi, 0.5秒) をUSとした実験を行った。その結果、回避随伴性が与えられた群 (CS提示中に眼柄を引っ込めれば空気の吹き付けを回避することができた) とほぼ同程度の眼柄の引き込み反射がパブロフ型随伴性の群 (CS提示中に眼柄を引き込んでも5秒後には空気が吹きつけられる条件) においても獲得された。すなわち、眼柄の引き込み反射を指標としたミドリガニの回避学習も、キンギョと同様にパブロフ型随伴性だけで十分獲得・維持されることが示された。

(2) 実際はヨークトコントロールの群も含まれていた。

(2) 星野 (1988) の実験

Abramson et al. (1988) と同様に、星野 (1988) はザリガニが回避学習を獲得するか否か、また獲得するのであればそれに必要な随伴性は何かを調べた。星野の実験では、ザリガニは棒の先に固定され水槽の中に上から釣り下げられたが、被験体は移動反応以外のすべての行動が可能であった。CS は被験体の前方 15 cm に設置された白色灯の提示で、US は 0.5 mA, 20 Hz の交流パルスを 0.5 秒間、右側第 4 歩脚の 2 関節に挿入された一対の白金電極と、それに接続するエナメル線とを通して与えられた。CS-US 間隔は 5 秒、試行間隔は 65 秒であった。被験体が第一歩脚を伸展させると前方に設置されたフォトビームが遮断され、これが反応として記録された。第 1 実験では被験体は Woodard & Bitterman (1973) や Abramson et al. (1988) と同様に、4 種類の随伴性を持ったいずれかの群に振り分けられて回避逃避訓練を受けた。その結果、いずれの群も回避反応を獲得し、回避随伴性を与えられた群とパブロフ型随伴性の群の回避率の間に差はなかった。Abramson et al. (1988) や星野 (1988) の結果を合わせて考えると、現時点では甲殻類の回避学習の獲得及び維持には、主としてパブロフ型随伴性だけで十分であると考えられる。

5. 回避反応の種類と回避学習

しかし、Abramson et al. (1988) と星野 (1988) は共に被験体の身体の一部の動きを回避反応として採用していた。たとえ哺乳類であっても、イヌの脚の屈曲反射やウサギ及びヒトの眼瞼反射 (Gormezano, 1965; Logan, 1951) を指標とした“回避学習”は、パブロフ型随伴性と回避随伴性の条件の間でまったく差がないことが知られている。すなわち哺乳類であっても、その動物にとっての無条件性の防御反射を回避反応として採用すれば、パブロフ型随伴性だけで回避反応を獲得・維持されるのである。そのため、Abramson et al. (1988) や星野 (1988) の結果は、系統発生的な違いを反映しているのか、単に実験設定の違いを反映しているのかは明らかではない。したがって脊椎動物と同様

に、身体全体の移動反応を指標とした回避学習を調べるまでは、甲殻類の回避学習に必要な随伴性について結論を下すことはできないと思われる。

これまでに、唯一 Taylor (1971) がシャトル回避事態におけるザリガニの回避学習を報告しているが、彼の研究では CS 提示中にわずかでも脚の動きが観察されれば回避反応と見なされたにも関わらず、鋭敏化の統制が取られておらず (Abramson, 1994, p. 201; Abramson et al., 1988), 不備な点が多い。その他の無脊椎動物の“回避学習”は、“罰”事態と混同したもの (e.g., Horridge, 1962) が多く (Abramson, 1994, p. 200), 脊椎動物と比較し得るような事態で回避学習を検討したものは、昆虫類 (Abramson, 1986; Abramson, Miler, Mann, 1982) 以外はないように思われる。

6. 身体の移動を回避反応とした甲殻類の回避学習

(1) 川合・河野・今田 (1995) の実験

川合・河野・今田 (1995) は、図 1 に示したような、2つの区画がハードルの代わりに黒色のアクリル板で区切られていること以外は、キンギョ用のシャトルタンクとほぼ同じ装置を用いて、身体の移動を指標としたザリガニの回避

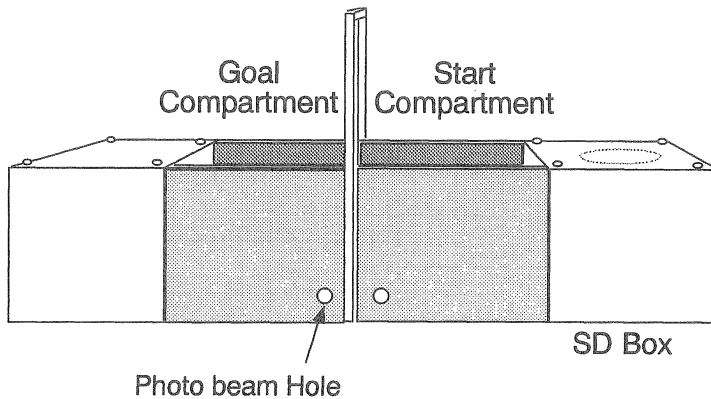


図1 川合・河野・今田 (1995) で用いられたザリガニ用のシャトルタンクの見取り図

学習を調べた。ザリガニはショックや刺激が与えられたり (Krasne, 1969), 捕食者に襲われるなど危険な事態では尻尾を強く振って (Tail Flip; TF) 後方へ泳いで逃げる事が知られており (Krasne, 1973, p. 103; Krasne & Woodsmall, 1969), 実際に筆者たちの予備実験においてもそのような反射が頻繁に観察されたので, まずどちらの移動反応がザリガニにとって適切な反応であるかを調べるために, TF による後退行動と歩行による前進行動の2種類の行動の回避学習を比較した。CS は, シャトルタンクに隣接して取り付けられた白いアクリル板で覆われた CS 箱の点灯 (水槽底面で 650 lx), US は水槽の側壁に取り付けられたステンレス板の間に通電するパルスショック (0.4 秒 on, 3.0 秒 off) であった。CS-US 間隔は 10 秒で, この期間に隣室へ移動すれば CS を停止しショックを回避できた。この間の反応を回避反応と定義した。CS 提示後 10 秒以上経過すると US が提示された。この期間に隣室へ移動すると CS と US を終結できた。この反応を逃避反応と定義した。CS 提示後 35 秒間経過しても隣室へ移動しない場合は自動的に CS と US が終結した。このような試行を 1 セッションに 20 回行い, これを 32 セッション繰り返した。平均試行間隔は, 270 秒から 90 秒とセッションとともに次第に短くなった。このような手続きで, 隣室に対して前向きにおかれる群 (Forward 群, $n=7$) と後ろ向きにおかれる群 (Backward 群, $n=8$) の回避学習が比較された。どの被験体も試行の開始前や試行中に身体の方角を転換させなかった。

その結果が図 2 の上段に示されている。図 2 の上段のパネルは, 両群の平均回避率を 2 日 1 ブロックで示したものである。どちらの群も第 1 ブロックから第 8 ブロックまでは次第に回避率が増加している。しかし Forward 群はそれ以降も回避率を増加させているのに対し, Backward 群にはそれ以上の増加は見られなかった。これらの結果に対して群×ブロックの分散分析を行ったところブロックの主効果 ($F(15/195)=3.24, p<.001$) と, 群×ブロックの交互作用が有意であった ($F(15/195)=2.22, p<.01$)。それぞれの群の回避率に対して傾向検定を行ったところ, Forward 群にのみ線形の傾向が認められた ($F(1/90)=31.71, p<.0001$)。

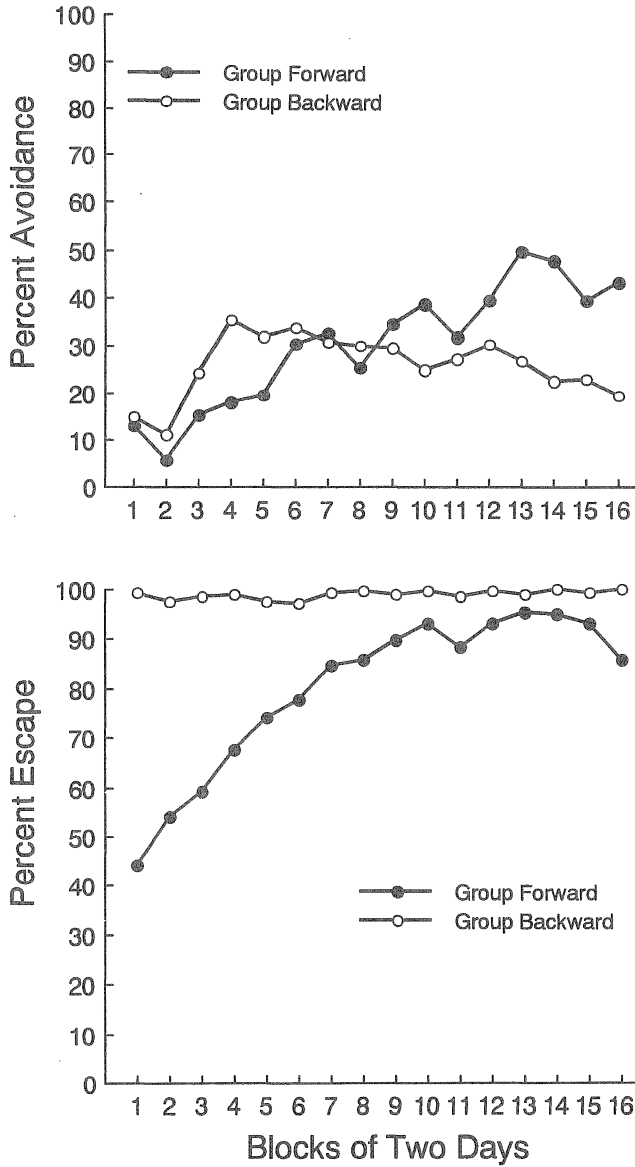


図2 川合・河野・今田 (1995) における Forward 群と Backward 群の平均回避率 (上段) および平均逃避率 (下段)

図3は、個々の被験体の回避率を示したものである。回避率を群の平均値で示すと、Forward 群の回避率もそれほど高くないが、個々のデータを見ると Forward 群うち半数以上の個体 (S 8, S 9, S 11, S 13) は、訓練を重ねるごとに回避率を増加させていることがわかる。しかし、Backward 群では学習の兆しは見られず、最終ブロックにおいて 50% 以上の回避を示した個体はいなかった。

しかし逃避率のデータは、回避率のそれとはまったく異なっている。図2の下段のパネルは、両群の平均逃避率を示したものである。Backward 群は第1ブロックから 100% 近い逃避率を示し、それを 32 セッション通して維持している。しかし Forward 群は最初は 50% ほどしか逃避できず、次第に逃避率を増加させている。これらのデータに対して分散分析を行った結果、群の主効果 ($F(1/13)=21.97, p<.001$) とブロックの主効果 ($F(15/195)=10.10, p<.001$)、および群×ブロックの交互作用 ($F(15/195)=9.12, p<.001$) が有意であった。

Forward 群のうち何個体かは、ショックを回避することを学習したが、Backward 群ではそれがまったく見られなかった。この結果に対する説明は以下のようなものが考えられる。1) 鋭敏化：Forward 群は訓練の初期に何度も逃避を失敗したため、Backward 群より多くのショックを受けていた。その結果、Forward 群が鋭敏化し、光刺激に対して過敏に反応したと考えられる。2) 手がかり刺激の量の違い：Backward 群は光刺激を目前で提示されたが、後方のシャッターの上昇の動きや、安全区画の出現を見ていない（あるいは Forward 群に比べて見にくかった）と考えられる。それに対して Forward 群は背後で光刺激が点灯されたが、目前でシャッターが上がり、回避すべき安全区画の出現を見ていた。そして、光刺激ではなくシャッターの動きや安全区画の出現が CS として機能していたとすれば、Forward 群の回避のほうが優れていたことを説明できる。3) 反応に伴う内受容器的フィードバックの違い：Backward 群は TF で逃避したが、これは一度尾を腹部に強く巻き込むだけで身体を隣室に移動させることができた。それに対して Forward 群はショックを提示されて隣室と反対の方向へ身体を持って行かれるのに逆らって、危険な事態ではあまり観察

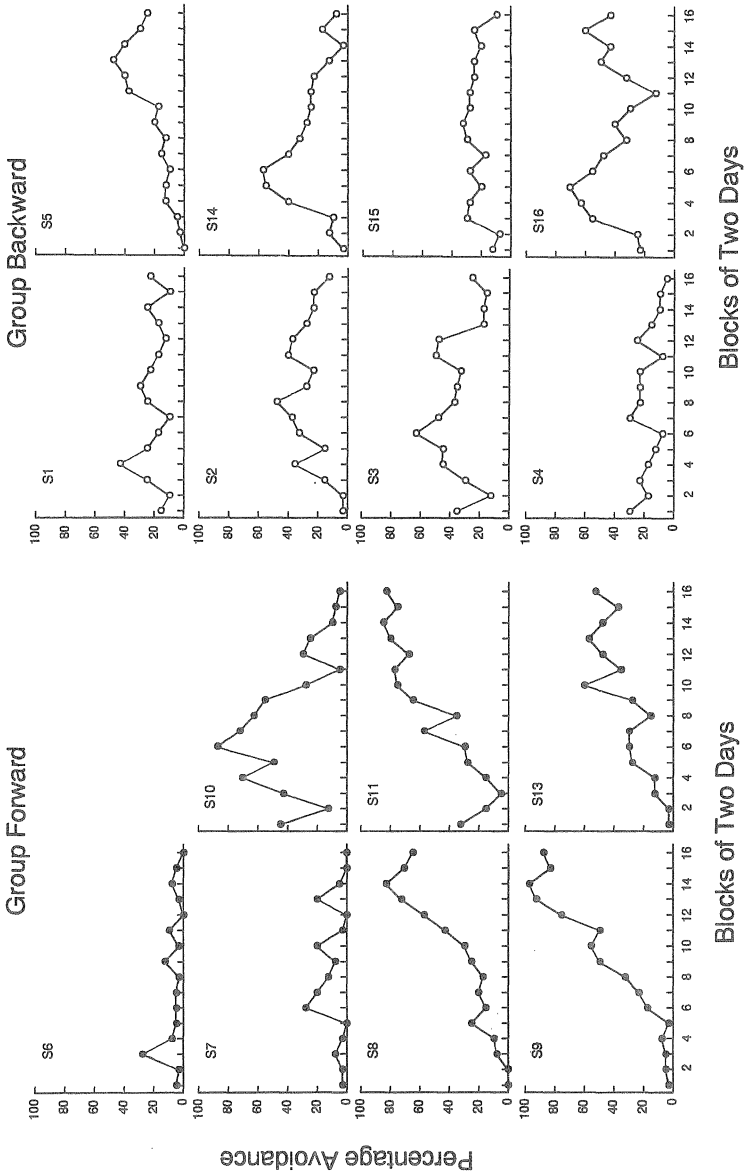


図3 Forward 群と Backward 群の個々の被験体の回避率

されない歩行反応によって隣室へ移動しなければならなかった。このような反応にともなう負荷の違いが回避の成績を分けたのかも知れない (Bolles, 1983)。

(2) 川合・今田 (1996) の実験

以上の可能性を検討するために、実験装置に変更を加え、実験段階を延長した実験を行った。ザリガニは河川や池の底に穴を長い掘って暮らす習性があり (Grow, 1981)、危険な事態では暗い狭い場所へ逃げ込む習性があるため、移動先の区画 (安全区画) をその環境を似せて、出発区画と安全区画との間に段差をつけ、安全区画の壁面と底を黒いアクリル板で覆った。また、両区画に段差をつけることで、安全区画へ移動する際に“落ちる”感覚が生じると考えられるので、移動に伴う内受容器的なフィードバックを増加させることができると考えられる。出発区画の側壁にはステンレス板を取り付け、底面は白色アクリル板をひいた。図4の下段に、この実験で用いた装置の見取り図が示されている。出発区画に取りつけた台の傾斜は55度で、高さは7cmであった。水面の高さは出発区画で4cm、安全区画は11cmに保たれた。実験手続きは、実験の段階が延長されて、それぞれの段階で提示される刺激が異なった以外は先の実験と同じであった。

16匹のザリガニが、出発区画で移動先に向かって前向きにおかれる群 (For-

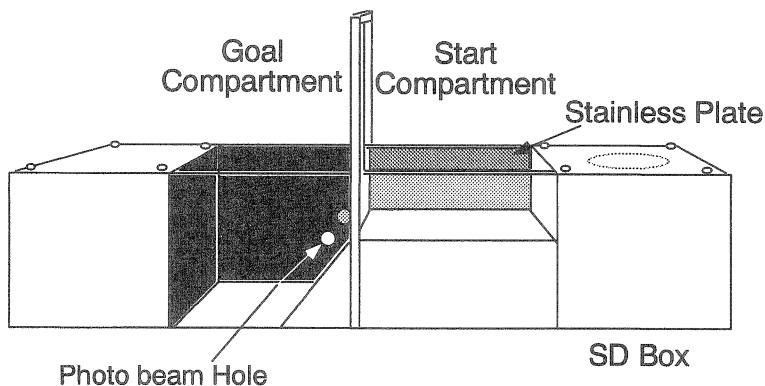


図4 川合・今田 (1996) で用いられたザリガニ用のシャトルタンクの見取り図

ward 群) と、後ろ向きにおかれる群 (Backward 群) に 8 匹ずつ分けられた。まず第 1 段階で、各被験体はそれぞれの群の条件に従って回避・逃避訓練を 16 セッション経験した。その結果が図 4 の最も左に示されている。先の実験と同様に Forward 群の回避率はセッションを追うごとに増加したのに比べて、Backward 群はむしろ回避率が減少している。このデータに対して分散分析を行ったところ、群の主効果に有意な傾向が認められ ($F(1/12)=4.03, p<.07$), 群×ブロックの交互作用 ($F(7/84)=2.97, p<.01$) が有意であった。この第 1 段階での逃避率のパターンも基本的に先の実験と同じであった。Backward 群は第 1 ブロックから第 8 ブロックまで一貫して 90% 以上の逃避を示していたが、Forward 群の逃避率は第 1 ブロックで 58.2% であったが、第 8 ブロックには 89.3% まで増加していた。

第 2 段階で両群の条件を入れ替えて、Forward 群の被験体を後ろ向きに、Backward 群を前向きにおいて試行を開始した。その結果、図 5 に示されてい

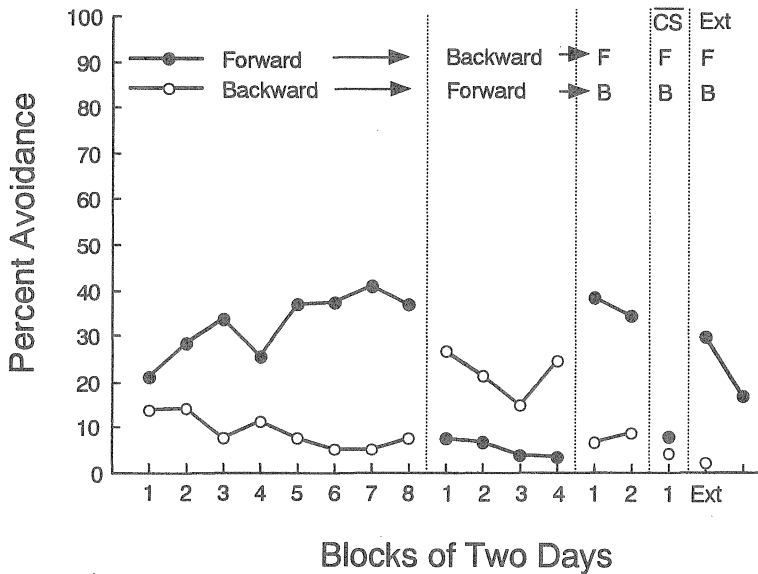


図 5 川合・今田 (1996) における Forward 群と Backward 群の平均回避率

るように、Forward 群はショックをまったく回避しなくなった。それに対して Backward 群は数個体がかかなりの割合でショックを回避するようになった。第3段階でさらに元の条件に戻したところ、第2段階でショックを回避していた Backward 群の被験体は、再び回避しなくなった。それに対して第2段階で回避反応が観察されなくなった Forward 群の被験体は、第1段階の最終ブロックと同程度にまで回避率を回復させた。これらのことから、先の実験で Forward 群だけが回避学習を示したのは、鋭敏化のためとは考えられない。なぜなら、Forward 群の被験体が鋭敏化していたのであればそれは第2段階にも持ち越されるはずである。また、内受容器的なフィードバックの違いが回避“学習”の成績を分けていたとも考えられない。なぜなら“学習”の過程に違いがあったのなら、一旦学習された行動が何の経験もなしに消失し、また突然復活したことを説明できないからである。Forward 群は後ろ向けにおかれた時にだけ回避しなかったという事実は、“学習”上の制約というよりむしろ“遂行”上の制約のために、後ろ向き条件では回避反応を遂行出来なかったように思われる。しかし、もしシャッターの動きが手がかりになっていたとすれば、遂行の制約というより、後ろ向き条件では単に CS が見えなかったために回避を失敗したと考えられる。

そこで第4段階では、第3段階の条件のまま光刺激を提示せずシャッターの開閉だけで試行を開始した。その結果、図5に示されているように第3段階で回避していた被験体もシャッターの動きだけではまったく回避しなくなった。このため、刺激性制御を持っていたのはシャッターの動きではなく、光刺激の点灯であることが明らかとなった。したがって両群が利用できる手がかり刺激の量の違いによって、回避の成績が異なったという可能性も排除される。

第5段階では再び光 CS を点灯したが、US を提示せずに消去を行ったところ、すべての被験体の回避反応が消去された。

以上の結果から、ザリガニはシャトル事態において信号回避学習を獲得するが、要求する反応によって回避の成績が異なることが明らかになった。そしてこの違いは“学習”の制約というより“遂行”上の制約であることが示唆され

る。

また、Backward 群では回避が見られなかったが、多数回の光 CS-US の対提示を経験していたにも関わらず、光刺激に対して反応することを学習しなかったということは、単純なパプロフ型条件づけの随伴性だけでは、移動反応を指標とした回避学習を獲得できないことを示唆している。これは、甲殻類と哺乳類では回避学習に必要な随伴性が異なることを示唆した Abramson et al. (1988) や星野 (1988) とは異なる結果であるが、それは彼らが反射性の高い身体の一部の防御反射を回避反応として採用したためだと考えられる。我々の実験は、甲殻類の回避学習に必要な随伴性を調べるための計画ではないが、移動反応を指標とした場合には、甲殻類の回避学習であっても少なくとも何らかの試行錯誤学習が必要であるように思われる。しかし Backward 群の何個体かは、歩行反応の逃避訓練無しに第 2 段階で突然ショックを回避するようになったので、CS-US のパプロフ型条件づけの随伴性も信号回避学習にある程度の役割を担っていると考えられる (cf. Zhuikov, Couvillon, & Bitterman, 1994)。

(3) 移動する物体を CS とした実験

しかし、これらの実験は光刺激を CS としたものであった。自然の場面においてザリガニが回避や逃避を行うきっかけとなる刺激を考えると、光刺激を用いることは不適切であるかもしれない。なぜならザリガニは川底に棲息しているため、サカナやトリなどの捕食者が接近する場合には、通常影がその信号になる考えられる。実際、普通の飼育環境でも、筆者の影に反応して TF をよく頻発するし、同じ事が文献的にも記述されている (Krasne & Woodsmall, 1969)。

Csáyi (1986) は、パラダイスフィシュを被験体とした受動的回避学習の研究で、警告信号が垂直方向に並んだ 2 つの光より水平方向に並んだもののほうが、また水平方向の 2 つの光よりもサカナ (特に大型の補食型のサカナ) の模型を警告信号とした方が、受動的回避が優れることを報告している。このことは、少なくともパラダイスフィッシュの受動的回避学習は、そこで用いられる刺激の性質に依存して異なるようである (信号が自然場面での捕食者に似てい

るほど回避が優れる)。

無脊椎動物の行動や連合可能性は脊椎動物以上に可塑性に乏しく、ある特定の反応を誘発するには特定の刺激でなければならないのかもしれない。そこで、基本的な実験変数は先の川合・今田 (1996) と同じにしたままで、CS をベークライトが被験体の頭上に飛び出させるという事態に変えた実験を行った。ベークライトは1秒以内でタンクの上に提示され、被験体が反応するか35秒経過するまでそこに止まった。TFによって回避できるか否かということに焦点を当てたため、すべての被験体はシャッターに対して後ろ向きにおかれた。ただしCS-USの最適時間が明らかでないため、CS-US間隔が3秒の群(SOA 3群, $n=8$)と10秒の群(SOA 10群, $n=5$)を設けた。ベークライトは8 cm×14 cmでシャトルタンクの上3 cmの位置に提示された(図6参照)。ベークライトが提示された時には、シャトルタンクの出発区画がほぼすべて覆われた。その結果を示したのが図7である。最も左には、CSだけを提示した馴致期間の回避率が示されている。CSの性質が変わった以外はほぼ同じ状況で行われた川合・今田(1996)に比べれば、後ろ向き条件であるにも関

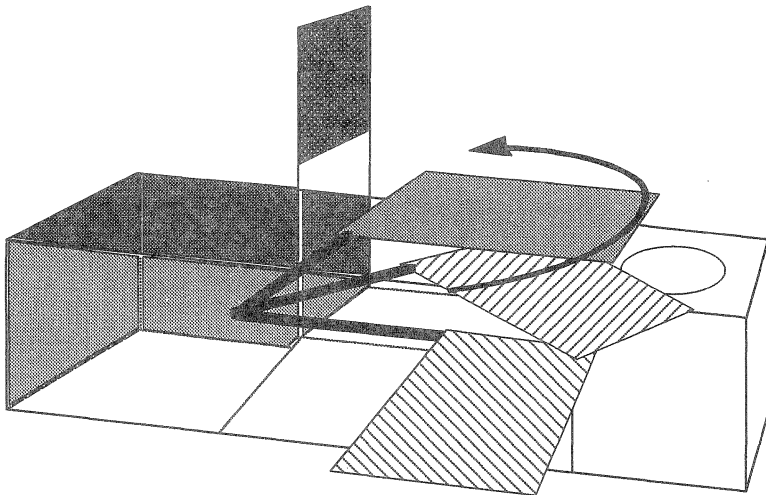


図6 ベークライトの到来をCSとした実験の概略図

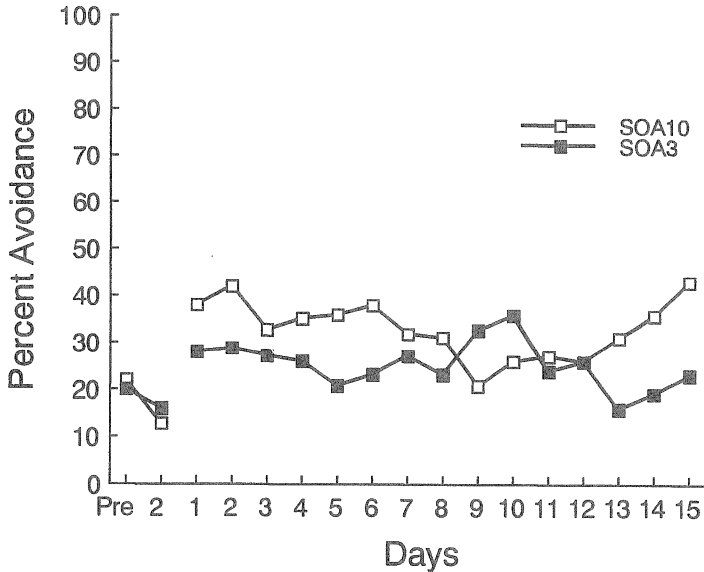


図7 ベークライトの到来をCSとした実験の平均回避率

わらず回避率が一貫して高い。基本的な条件が同じである川合・今田(1996)の Backward 群と SOA 10 群の間で分散分析を行ったところ、群の主効果だけが有意であった ($F(1/9) = 8.31, p < .02$)。これは CS がそもそも中性的な刺激ではなく、CS に対する無条件性の反応も含まれているためだと考えられる。なぜならば CS だけを提示した馴致期間にかなり高率で“回避”している個体があったことや(図8の S 3-6, S 3-7, S 10-3を参照), ベークライトに対して威嚇反応を示す個体が観察されたからである。しかし, ほとんどの被験体の回避率は横這いか減少している。ただし S 10-8 のようになんか高率で回避することを学習した個体もいるので, 今後さらに個体数を増やし, 最適なパラメータを調べた研究が必要であると思われる。

(4) 回避と逃避の違い

以上のように現時点では, ザリガニは TF による回避学習を獲得しない(あるいは非常に困難な)ようである。しかし, 明らかに TF による逃避は行う。紙面の都合で割愛したが我々が行った別の実験で, 2つの区間の間にハードル

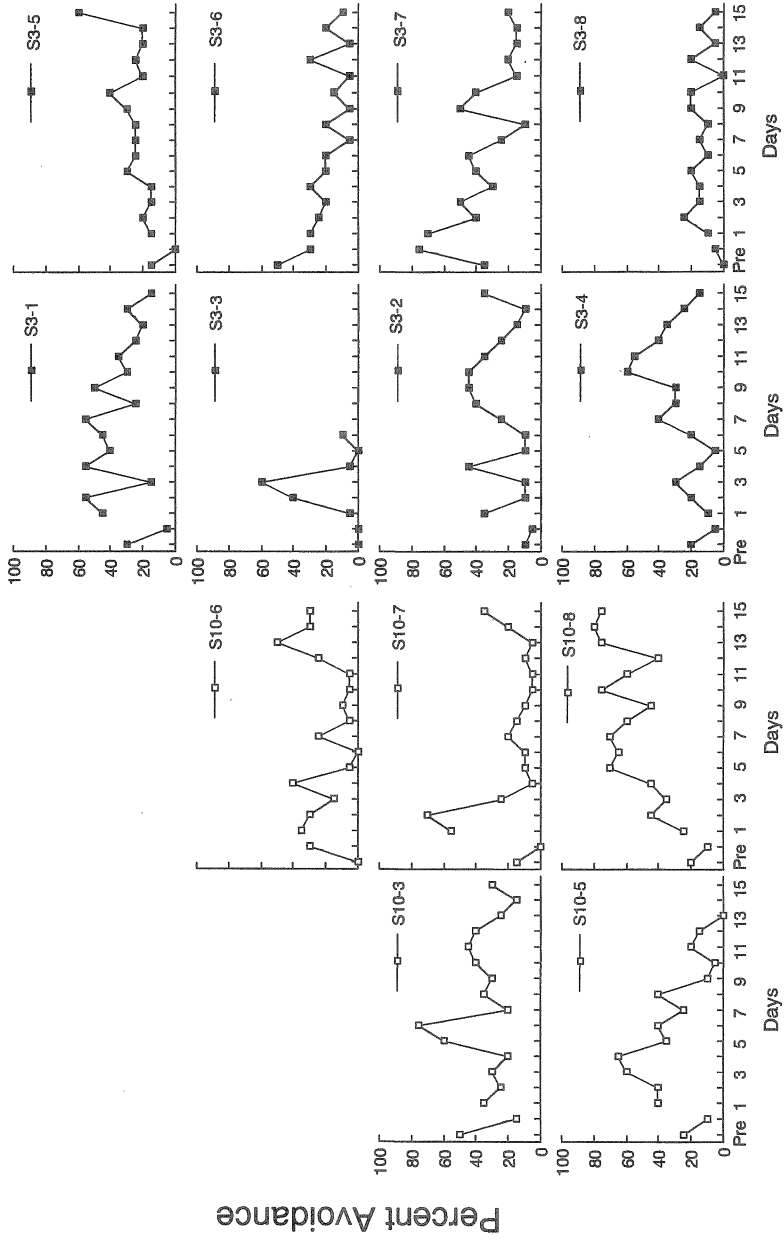


図8 ベークライトの到来をCSとした実験の個体データ

において1回のTFでは逃避できないようにすると、後ろ向きにおかれたザリガニはそのハードルを超えるまで何度もTFを行って“逃避”したので、単にショックに対する反射でたまたま隣室に移動していたとは考えられない。

これらのことは、少なくともザリガニにとっての“逃避”と“回避”は異なる行動であることを示唆しているように思われる。一般的には回避は逃避の延長上にあるように考えられているが、このように“逃避”と“回避”が異なるものであることは、キングヨ (Hainsworth, Overmier, Snowdon, 1967; Overmier & Papini, 1986), ラット (Lord, King, Pfister, 1976), イヌ (Ehrman & Overmier, 1976) の研究などから示唆されている。たとえば, Overmier & Papini (1986) は, 皮質が摘出されたキングヨは回避の獲得および維持が出来なくなるが, ショックからの逃避反応には影響がないことを報告している。すなわちキングヨの場合, 回避反応は摘出された皮質の(あるいは, 少なくともそのいずれかの部位を経由する)どこかが担っているが, 逃避反応はそれ以外の部位が担っていると考えられる。

ザリガニのTFは尾部の神経節(側方巨大神経繊維)が中心的な役割を果たしているが(Wine & Krasne, 1982), 連合学習や歩行運動への命令は前脳や他の神経節が行っているのかもしれない。一般的に無脊椎動物の神経系は, 脊椎動物に比べると脳の各神経節に対する支配が弱く“地方分権的”であるため, 獲得された情報が“逃避”反応を司る神経節に伝わらないのかも知れない。今後これらの可能性を検証する行動的・神経生理学的研究が必要であるように思われる。

7. 今後の展望

現時点ではザリガニは移動反応を指標とした回避学習を獲得するが, それは歩行反応を要求したときだけに限定されているようである。しかし, この“反応の型”は実験者が設定したものであり, 被験体が自発的に歩行反応を選択して回避したわけではない。本稿で紹介した我々の実験は, 独立変数である身体

の方向が変えられないようにキンギョのものより若干狭めの装置を用い、片道式の回避条件づけを採用した。もし回避反応が歩行運動だけに限定されているなら、幅広の装置を作成し、往復式の回避事態で検討すべきであろう。そして、ザリガニが“回避反応”を行うときには必ず（タンクの中で方向転換し）前進して回避するなら、回避の遂行は真に歩行運動に制限されているのであろうし、また被験体も回避学習とともにその運動上の制約から逃れることを学習したといえるだろう。筆者は既にこのような実験を開始しつつある。

また、脊椎動物と比較可能な実験事態を強く考慮したものであったために、回避反応の制約が生じたのかもしれない。ザリガニにとっての自然な状態を実験状況に取り込んだエソロジカルな実験も検討されるべきだろう。具体的には、回避すべき場所を隣室とするのではなくタンクの底に開けた穴にするとか、CSを光の点灯の代わりに主たる捕食者である大型補食魚や水鳥の模型を提示することなどが考えられる。

またザリガニは変温動物であるため、行動や生理に水温の影響などを強く受ける（千葉・秩父，1993）。そのような生理的な要因にも注意し、極力個体差を小さくできるような最適な実験変数を見つけることが重要であると思われる。そのことがこの動物を用いた心理学的な研究を促進し、多くの知見を集めることになるだろう。

References

- Abramson, C. I. 1990 *Invertebrate learning: A laboratory manual and source book*. Washington DC: American Psychological Association.
- Abramson, C. I. 1986 Aversive conditioning in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*, 100, 108–116.
- Abramson, C. I. 1994 *A primer of invertebrate learning: The behavioral perspective*. Washington DC: American Psychological Association.
- Abramson, C. I., Armstrong, P. M., Feiman, R. A., & Feiman, R. D. 1988 Signaled avoidance in the eye withdrawal reflex of the green crab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 50, 483–492.
- Abramson, C. I., Miler, J., & Mann, D. W. 1982 An olfactory shuttle box and runway for

- insects. *Journal of Mind and Behavior*, 3, 151–159.
- Bitterman, M. E. 1960 Toward a comparative psychology of learning. *American Psychologist*, 15, 704–712.
- Bitterman, M. E. 1965 Phyletic differences in learning. *American Psychologist*, 20, 396–410.
- Bitterman, M. E. 1975 The comparative analysis of learning: Are the laws of learning the same in all animals? *Science*, 188, 699–709.
- Bitterman, M. E. 1988 Vertebrate–invertebrate comparisons. In H. J. Jerison & I. Jerison, (Eds.), *Intelligence and evolutionary biology* (pp. 251–276). Berlin: Springer.
- Bitterman, M. E. 1996 Comparative analysis of learning in honeybees, *Animal Learning & Behavior*, 24, 123–141.
- Bolles, R. C. 1983 The explanation of behavior. *Psychological Record*, 33, 31–48.
- Carew, T. J., & Sahley, C. L. 1986 Invertebrate learning and memory: From behavior to molecules. *Annual Review of Neuroscience*, 9, 435–487.
- 千葉 惇・秩父志行 1993 低温によるアメリカザリガニ心拍数の変化, 医学と生物学, 126, 5–7.
- Csáyi, V. 1986 Ethological analysis of predator avoidance by the paradise fish (*Macropodus opercularis* L.) : II. Key stimuli in avoidance learning. *Animal Learning & Behavior*, 14, 101–109.
- Ehrman, R. N., & Overmier, J.B. 1976 Dissimilarity of mechanisms for evocation of escape and avoidance responding in dogs. *Animal Learning & Behavior*, 4, 347–351.
- Farley, J., & Alkon, D. L. 1985 Cellular mechanisms of learning, memory, and information storage. *Annual Review of Psychology*, 36, 419–494.
- Gonzalez, R. C., Behrend, E. R., & Bitterman, M. E. 1965 Partial reinforcement in the fish: Experiments with spaced trials and partial delay. *American Journal of Psychology*, 78, 198–207.
- Gormezano, I. 1965 Yoked comparisons of classical and instrumental conditioning of the eyelid response; and an addendum on “voluntary responders”. In W. Prokasy (Ed.), *Classical conditioning: A symposium* (pp. 48–70). New York: Appleton–Century–Crofts.
- Grow, L. 1981 Burrowing behavior in the crayfish (*Cambarus diogenes diogenes girard*), *Animal Behaviour*, 29, 351–356.
- Hainsworth, F. R., Overmier, J. B., & Snowdon, C. T. 1967 Specific and permanent deficits in instrumental avoidance responding following forebrain ablation in the goldfish. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 111–116.
- Horrige, G. A. 1962 Learning of leg position by headless insects. *Nature*, 193, 697–698.
- 星野 聖 1988 ザリガニの回避学習における反射性の分析, 動物心理学研究, 38, 107

-120.

- 石田雅人 1989 強化の学習心理学：連合か認知か，北大路書房，京都
- 石田雅人 1993 学習の逆説現象からみた脊椎動物と無脊椎動物の比較，心理学評論，36，108-129.
- Kamin, L. J. 1956 The effects of termination of the CS and avoidance of the US on avoidance learning, *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 49, 420-424.
- Kandel, E. R. 1970 Nerve cells and behavior. *Scientific American*, 223, 57-70.
- Kandel, E. R. 1979 Cellular aspects of learning. In M. A. B. Brazier (Ed.), *Brain mechanisms in memory and learning: From the single neuron to man* (pp. 3-16). New York: Raven Press.
- 川合伸幸・河野玲子・今田 寛 1995 ザリガニの回避学習 (1)，日本動物心理学会第55回大会発表
- 川合伸幸・今田 寛 1996 ザリガニの回避学習 (2)：回避運動に伴う制約，日本心理学会第60回大会発表論文集
- Krasne, F. B. 1969 Excitation and habituation of the crayfish escape reflex: The depolarizing response in lateral giant fibers of the isolated abdomen, *Journal of Experimental Biology*, 50, 29-46.
- Krasne, F. B. 1973 Learning in crustacean. In W. C. Corning, J. A. Dyal, and A. O. D. Willows (Eds.), *Invertebrate learning: Vol. 2. Arthropods and gastropod mollusks* (pp. 49-130). New York: Plenum.
- Krasne, F. B., & Woodsmall, K. 1969 Waning of the crayfish escape response as a result of repeated stimulation. *Animal Behaviour*, 17, 416-424.
- Logan, F. A. 1951 A comparison of avoidance and nonavoidance eyelid conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, 42, 390-393.
- Longo, N. & Bitterman, M. E. 1960 The effect of partial reinforcement with spaced practice on resistance to extinction in the fish. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 169-172.
- Lord, B. J. King, M. G., & Pfister, H. P. 1976 Chemical sympathectomy and two-way escape and avoidance learning in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 303-316.
- Lubow, R. E., & Moore, A. U. 1959 Latent inhibition: The effect of nonreinforced preexposure to the conditional stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 52, 415-419.
- Overmier, J. B., & Papini, M. P. 1986 Factors modulating the effects of teleost telencephalon ablation on retention, relearning, and extinction of instrumental avoidance behavior. *Behavioral Neuroscience*, 100, 190-199.

- Shishimi, A. 1985 Latent inhibition experiments with goldfish (*Carassius auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 99, 316-327
- Stretch, R. G. A., McGonigle, B., & Rodger, R. S. 1967 Serial position-reversal learning in the rat: A preliminary analysis of training criteria. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56, 719-722.
- Taylor, R. C. 1971 Instrumental conditioning and avoidance behavior in the crayfish. *Journal of Biological Psychology*, 13, 36-41.
- Thorndike, E. L. 1911 *Animal intelligence*. New York: Macmillan.
- Wine, J. J., & Krasne, F. B. 1982 In D. C. Sandeman, H. L. Atwood (Eds.) *The biology of Crustacea* (p.241), Vol. 4, Accademic Press, New York.
- Woodard, W. T., & Bitterman, M. E. 1973 Pavlovian analysis of avoidance conditioning in the goldfish (*Carassius auratus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 82, 123-129.
- Yerkes, R. 1912 The intelligence of earthworms. *Journal of Animal Behavior*, 2, 332-352.
- Zhuikov, A. Y., Couvillon, P. A., & Bitterman, M. E. 1994 Quantitative two-process analysis of avoidance conditioning in goldfish. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20, 32-43.

——川合 伸幸 大学院文学研究科研究員——
——今田 寛 文学部教授——